植物分类学报
第18卷 第3期 ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA 1980年8月

西藏禾本科植物的区系特点与地理分区*

刘 亮
(中国科学院植物研究所)

前 言

作者在编写西藏禾本科植物志过程中,探讨了禾本科的系统分类,在此基础上,结合西藏高原的隆起和气候环境条件的差异,研究了西藏禾本科植物的生态、分布与地理分区,现将其结果报道如下。

一、西藏禾本科的分类及各超族的生态地理分布

禾本科是广布于全球的有花植物中的第五个大科,全世界有 661 属 8939 种 (Clayton 1972)。西藏有 104 属 335 种1)。禾本科在形态解剖、生理、生态和地理等方面表现出的多种多样特性,分类学者对于它的系统处理也不一致[7-21,27,33]。作者综合了多方面的资料,按照各类群性状的相关性,以及特征出现的先后顺序,进行分析与评定,在禾本科下划分为三亚科,并且在族之上建立"超族 Supertribus"一级(禾本科各亚科、超族的特点与拉丁文记载见附录),本文从超族的特征反映禾本科系统演化的趋势。

西藏禾本科含 3 亚科 9 超族,其中竹亚科有 2 超族 4 族 10 属 18 种;早熟禾亚科含 5 超族 15 族 63 属 246 种;黍亚科有 2 超族 5 族 31 属 71 种。

I. 竹亚科 Subfam. Bambusoideae Aschers. et Graebn. 约含 66 属近 1000 余种。分布于世界的热带区域。分 2 超族:

1. 簕竹超族 Supertrib. Bambusodae 分布于热带降雨充沛的东南亚和热带美洲地区。我国南部和印度阿萨姆至爪哇一带的属种丰富。在西藏,这类大型竹类有 3 族 7 属 8 种;仅出现于喜马拉雅山南侧的低海拔区。

2. 箭竹超族 Supertrib. Arundinarodae (Keng et Keng f.) L. Liou 为热带、亚热带山地的生长于温湿生境下的矮小竹类。我国西南部和印度、缅甸的北部山地是它集中分布的地区之一。西藏有 1 族 3 属 10 种;生长于藏东南海拔 3000 米左右的森林生境中。

II. 早熟禾亚科 Subfam. Pooideae 约 380 属 5000 种左右,为广布于全球的最大亚科。含 5 超族:

3. 原禾超族 Supertrib. Pharodae L. Liou 主要分布于热带美洲和非洲的水湿生境下的较古老原始类群。西藏不具野生属种,只有栽培的水稻,种植于喜马拉雅山南侧。

4. 芦竹超族 Supertrib. Arundodae (Tateoka) L. Liou 为热带美洲和非洲潮湿环境下的较高大草本,以非洲的属数最多,是较少特化的一个类群。西藏有 3 族 4 属 4 种,除广

---

* 本文得到秦仁昌、吴征镒、汤彦承、王文采、王金亭、李渤生、陈伟烈、武素功等同志的帮助,特此致谢。
1) 本文鉴定分类群的主要参考文献见[1—6, 26]等等。

布种外，生长于藏南的低海拔区。

5. 画眉草超族 Supertrib. Eragrostodae L. Liou　是具有1000种以上的大超族，主要分布于南北回归线内少雨或有不规则降雨的热带干旱地区，非洲的属种最多，是本超族的集中分布区[11]。西藏有4族10属22种，分布于雅鲁藏布江和三江流域，有8种，藏西北只有1种。

6. 早熟禾超族 Supertrib. Poodae　约120属2000余种。分布于南、北纬30°—55°的温寒地带，以及夏季凉爽的高海拔山地。欧亚大陆和地中海沿岸及北美是它的主要分布区。西藏有5族41属180种，遍布于全藏；藏东南高山区有70种，高原面上有44种，藏南墨脱地区只有20种。

7. 针茅超族 Supertrib. Stipodae L. Liou　约20余属。是温带草原的主要成员，强度旱化的中亚是它的集中分布区。西藏有2族7属39种，为藏西北高原草原和荒漠的优势种，有12种，横断山脉区有20种，墨脱地区共有2种。

III. 黍亚科 Subfam. Panicoideae A. Br.　约210属3000余属。分布于世界的热带区域，分2超族：

8. 黍超族 Supertrib. Panicodae L. Liou　约100余属1800多种。主要沿着赤道热带发展，以南、北纬30°以内降雨季节长的地区最丰富，南美东北部的种类最多，热带非洲的属种较复杂，有原始的，也有进化的，本超族中的8个族有4个主产于非洲东南部和马达加斯加岛[10]。西藏含2族10属23种，其中15种仅出现于墨脱地区，西北高原上只有1个广布种。

9. 蜀黍超族 Supertrib. Andropogodae L. Liou　约100余属1000多种。为热带季风雨区发展的一支。印度、马来西亚的夏季多雨区是本超族的分布中心[9]，如印度、缅甸一带具蜀黍族的成员达64属386种[2]。与其相毗邻的西藏境内，只有21属48种，主要分布于波密地区，有20种，藏西北部也有3—4种。

二、西藏禾本科植物的地理分区

关于西藏地区的植物区划与有关区系研究，国内外学者[21—25,28—32]，如 W. B. Hemsley 1896—1902, L. Diels 1913, Handel-Mazzetti 1931, S. Kitamura 1964, Hara 1967，李惠林1944等曾有论述，由于所依据的材料和观点不同，存在着一些分歧。如对东亚植物区系的范围，有的认为以西藏东南部的森林界线为界，有人则主张沿着喜马拉雅这一狭长地带直至西喜马拉雅均属东亚区系范畴等等。笔者根据上述禾本科的系统演化和生态、地理分布，提出了看法，并对西藏禾本科的地理分区论述如下：

西藏地势高峻，有“世界屋脊”之称。由于四周大气环流的不同影响，造成高原自东南向西北和由低海拔至高海拔气候条件的不同。

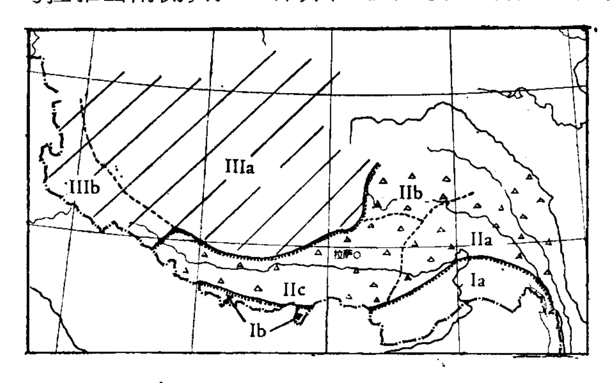
以气温和降雨来说，喜马拉雅山南侧的墨脱，年平均温度为16℃，年降雨量高达2357毫米；到了喜马拉雅山北麓的波密，年均温已降到8.5℃，年降雨量减少到850毫米；往西的拉萨地区，年均温与波密接近，为7.5℃，但是年降雨量减少到443毫米；藏北的改则，年均温低到0.1℃，年降雨量只有166毫米；藏西的普兰，年均温为3℃，年降雨量也只有168毫米。由于气候，特别是水热条件的显著差异，引起复合环境（如日照辐射、土壤、植

被等等）的区别。这些都给植物区系组成带来规律性的变化。例如西藏禾本科中9超族及其所含种类在西藏的分布范围有明显的不同(见表1)。

表1 各超族所含种数及其分布

超族	种数	喜马拉雅山南侧	喜马拉雅山北麓	横断山脉区	藏北高原	藏西地区
簕竹超族	8	8	1	0	0	0
箭竹超族	10	6	4	0	0	0
原禾超族	1	1	0	0	0	0
芦竹超族	4	4	2	2	1	1
画眉草超族	22	5	8	6	1	1
早熟禾超族	180	20	40—70	22—45	44	43
针茅超族	39	2	8—16	20	14	11
黍超族	23	14	9	3	1	1
蜀黍超族	48	12	8—20	7	3	4
共计	335	72	130	83	64	61

表中反映：热带区系的簕竹超族、黍超族、原禾超族和芦竹超族的成员，主要出现在喜马拉雅山南侧，有27种，占这些超族总种数的3/4，较耐低温干旱的箭竹超族、画眉草超族和蜀黍超族的种类，有32种，可分布到喜马拉雅山北麓，连同喜马拉雅山南侧的种类，约占3超族总种数的2/3，藏西北部不具有或仅有少数广布的种类。因此，北纬30°左右的冈底斯山是禾本科热带和亚热带区系向北分布的界限。温带区系的早熟禾超族和针茅超族在西藏高原和高海拔山地相当发达，喜马拉雅山北麓有86种，横断山脉区有65种，藏西北部有58种，但在热湿的墨脱地区，种类减少到22种。



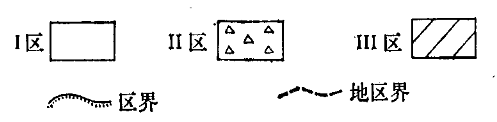


图1 西藏禾本科植物地理分区图

I. 喜马拉雅山南侧森林植物区 Ia. 东喜马拉雅森林植物亚区，Ib. 中喜马拉雅森林植物亚区。 II. 藏东南森林灌丛植物区 IIa. 藏东森林植物亚区， IIb. 藏东北灌丛草甸植物亚区， IIc. 藏南灌丛草原植物亚区。 III. 藏西北高原草原半荒漠植物区 IIIa. 藏北草原植物亚区， IIIb. 藏西半荒漠植物亚区。

从西藏12个地区禾本科植物的属数看：雅鲁藏布江下游的波密地区属数最高，有60属，昌都地区有37属，那曲地区有26属，拉萨地区为38属，定结和仲巴为25属，普兰有30属。冈底斯山以北的高原面上，属数显著减少，日土有17属，改则19属，双湖最少，只有12属。再从禾本科植物属的相似性看，将各地的属数与属数最多的波密地区相比，以昌都地区与波密的相似性最大，比率为82%，吉隆与波密的比率为80%，拉萨和普兰的比率为76—78%，其它各地的比率均在70%以下，其中墨脱与波密的相似性最小，比率是35%。

因墨脱地区多为热带属，有 11 属为西藏其它地区所不具有。而西藏的 12 个全温带属，除墨脱仅含 2 属外，遍布于全藏，因此各地属的百分率偏高。

西藏禾本科植物区系丰富，是与其来源复杂及和邻近地区关系密切分不开的。喜马拉雅山南侧与印度、缅甸交界，印度-马来西亚区系成分直接迁移侵入。藏南以喜马拉雅山系与尼泊尔、印度、不丹相毗邻，藏东横断山脉与四川西部、云南北部连成一片，属于东亚的中国喜马拉雅区系成分。藏西北高原邻近新疆和克什米尔地区，属于亚洲中部植物区系，有些是来自西亚的成分。由于四周邻区迁移来的成分，与本地发生的独特种类相汇集，并有高山和高原的阻隔，使西藏禾本科植物的地理分区比较明显。作者将其划分为 3 区 7 亚区(图 1)。

三、各区、亚区的范围与禾本科区系特点

I. 喜马拉雅山南侧森林植物区

本区位于西藏最南部，北以喜马拉雅山的分水岭为界，东起察隅的伯舒拉岭，西南至边界。

Ia. **东喜马拉雅森林植物亚区**　包括墨脱和察隅地区。以墨脱来说，雅鲁藏布江在这里急转直下，受印度洋热湿气流的影响很大，温度高，降水丰富，是西藏具有热带北缘雨林的地区。禾本科有 23 属 54 种，多为印度马来西亚区系成分。代表本区特征的有大型和攀援性的簕竹超族成员，低谷区生长着高达 20 米以上的大片竹林，由西藏牡竹 Dendrocalamus tibeticus 组成；与印度和我国滇南共有的有空竹 Cephalostachyum capitatum，新小竹 Neomicrocalamus prainii 等。高海拔山地则为箭竹超族的小型竹类，有黑穗箭竹 Sinarundinaria melanostachys 等。禾草中是以喜湿热的黍超族种类为主，有 15 种，占全藏该超族种类的 2/3。较原始的柳叶箬属 Isachne 有 5 种，只出现于本区，其中锡金柳叶箬 I. sikkimensis 等 4 种与印度共有。黍族中的散穗弓果黍 Cyrtococcum accrescens、钩毛草 Pseudochinolaena polystachya 等和蜀黍族中高大的斑茅 Saccharum arundinaceum、苞子草 Themeda villosa，以及原禾超族、芦竹超族等热带喜湿热的类群，在西藏大多只见于本区。另一方面，温带属种较贫乏，高山草甸中有野青茅属 Deyeuxia 具二花的喜马拉雅野青茅 D. himalaica 和卡西早熟禾 Poa khasiana 等。

察隅地区的气候条件较墨脱干旱，与滇北和川西的区系成分有着较密切的联系。

Ib. **中喜马拉雅森林植物亚区**　包括亚东、聂拉木、吉隆等位于喜马拉雅山南侧的地方。聂拉木南部，气候温暖潮湿，年平均温度约 10℃，年降水量达 2800 毫米。亚东的位置较高，海拔约 3000 米。吉隆处于内地山谷，较聂拉木干热。在这些谷地中发育着以蜀黍超族植物为主的草原，与墨脱地区显然有别，而与印度、尼泊尔的区系关系密切，共有属种多。随着海拔升高，亚热带山地特征逐渐明显，如旱坡上生长着非洲和大洋洲山地温带荒漠占优势的扁芒草属 Danthonia 植物，该属在喜马拉雅有 3 种，沿错那、聂拉木至普兰一带分布，亚东产扁芒草 D. schneideri，普兰有小扁芒草 D. cachemiriana 等。主产非洲的狼尾草属 Pennisetum 其中较特化的毛狼尾草 P. lanatum，也从阿富汗经巴基斯坦、印度分布至我国西藏吉隆。针叶林带生境中仍有箭竹超族的成员，为长柄箭竹 Sinarundinaria

longissima 和颈鞘篠竹 Thamnocalamus collaris 等特有种。

II. **藏东南森林灌丛植物区**

本区位于喜马拉雅山北麓，冈底斯山、念青唐古拉山的东南部，东北缘与青海、四川、云南连成一片，西部与阿里南部相接。本区的环境条件十分复杂，属种丰富。按其特点，分为 3 亚区：

IIa. **藏东森林植物亚区** 包括三江流域（怒江、澜沧江、金沙江）上游以及雅鲁藏布江下游的森林地区。本区高山峡谷相间，垂直分布带谱明显。低海拔谷地以热带区系中的蜀黍超族和画眉草超族的成员为主；随着海拔上升，高山草甸主要为温带早熟禾超族的种类所组成。本亚区又可分为 2 个小地区：

1. 横断山脉的东南缘，与四川、云南连成一片，西南至念青唐古拉山和伯舒拉岭，包括昌都地区的 10 个县。这里切割深度大，谷地海拔约 2500 米，山顶达 6000 米；夏季有降雨，冬旱明显，以昌都为例，年平均温度 7.6℃，年降水量 496 毫米。与川、滇共有的蜀黍超族种类很多，如分枝大油芒 Spodiopogon ramosus、云南野古草 Arundinella yunnanensis 等。与印度、缅甸的区系联系也十分密切。

海拔 3000 米左右的有林地带，出现一些中国-日本区系成分，如猬草 Asperella duthiei、小颖羊茅 Festuca parvigluma、显子草 Phaenosperma globosa 等，它们从印度经我国西藏东部至长江流域各省而达日本。

海拔上升到3500—4000米的森林界限以上，为高山草甸，系由禾本科中温带早熟禾超族的成员组成。一般为中生性的广布属种，如羊茅属 Festuca、早熟禾属 Poa、披碱草属 Elymus、三毛草属 Trisetum、发草属 Deschampsia 等。但也有很大的独特性，如以野青茅属 Deyeuxia 为例：其中原始的糙野青茅组 Sect. Scabrescentes 共 6 种，主要分布于藏东南、川西、滇北的高山草甸中；向藏西北低温干旱的草原发展，出现了藏野青茅 D. tibetica、藏西野青茅 D. zangxiensis 等进化的高原组成员。说明这个广布于北温带的野青茅属来源于亚热带山地，它由较暖湿生境向寒旱适应演化。

随着海拔的上升，出现草甸化草原或沼泽草甸。针茅超族的成员逐渐增多。

2. 雅鲁藏布江下游一带，包括波密、林芝、米林、工布江达和朗县等地。这里的气候温暖潮湿。以易贡来说，年平均温为 11.4℃，年降雨量 960 毫米，禾本科种属丰富，有 60 属 100 种以上。

低谷地带以蜀黍超族的成员占优势。喜马拉雅山地特有的新属——双药芒属 Diandranthus L. Liou，为蜀黍超族中较原始的甘蔗亚族成员，与芒属 Miscanthus 亲缘关系最近，在它的基础上特化产生；本属有 8 种，主产于本区，较原始的藏双药芒 D. tibeticus 和紫双药芒 D. taylorii 分布于易贡、米林一带，是一来源于印度次大陆，在喜马拉雅海拔 2200—3000 米的山地分化发展的类群。本区旱坡谷地上多为蜀黍超族中进化的须芒草亚族的成员，如须芒草 Andropogon，香茅 Cymbopogon，旱茅 Eremopogon 和菅 Themeda 等多属的代表；其中与我国川、滇和印度的共有种较多。还有喜马拉雅野古草 Arundinella hookeri，单蕊拂子茅 Calamagrostis emodensis 也与邻近地区共有。针叶林带有西藏箭竹 Sinarundinaria setosa 等。随海拔上升泥石滩较多，高山草甸面积不如昌都地区发达。本区崇山峻岭，多种多样条件促使物种强烈分化，就地特化的种类较多，形成了不少地理替代

种，如本区特产藏布三芒草 Aristida tsangpoensis，念青唐古拉山以东的三江流域为短刺草A. brevissima 和三刺草 A. triseta。由于本区地理位置和环境条件较优越，汇集了四周多种区系成分，加上特有种较多，如林芝野青茅 Deyeuxia linshensis，波密早熟禾 Poa bomiensis 等，成为西藏禾本科种类最复杂丰富的地区。

IIb. **藏东北灌丛草甸植物亚区** 本地区北部与青海相连，包括自丁青至那曲的 7 个县。由于气候寒冷潮湿(年均温 0—3℃，年降水 400—700 毫米)，发育着灌丛和以莎草科矮嵩草 Kobresia pygmaea 为主的草甸。伴生种有禾本科早熟禾超族中的偏湿生种类，如微药羊茅 Festuca nitidula、茅香 Hierochloe odorata、石生早熟禾 Poa litwinowiana；青藏高原特有属三蕊草 Sinochasea trigyna 出现在这里的高寒湖边草甸上。针茅超族中的细柄茅 Ptilagrostis concinna 和异针茅 Stipa aliena 是较冷湿环境中的主要成员。

海拔上升到 4500—5300 米的地段以及过渡到内流区的藏北高原，也出现以紫花针茅为主的草原。

IIc. **藏南灌丛草原植物亚区** 本区位于冈底斯山和喜马拉雅山之间，包括自加查至仲巴一带的30余县，雅鲁藏布江自始源地由西向东横贯其间，河谷较开阔，气候温暖干燥。以日喀则为例，年平均温为 6.3℃，全年降水量是 434 毫米，发育着灌丛草原。禾本科的组成较复杂。以西藏为主要分布区的属、组，在这里几乎都有它们的代表，如固沙草 Orinus thoroldii、三蕊草 Sinochasea trigyna、三角草 Trikeraia hookeri 和扇穗茅属 Littledalea 中的寡穗茅 L. przewalskii 等。它们多与邻近地区有着明显的地理替代关系。

本区是大麦属禾谷组 Hordeum Sect. Crealia 成员集中分布的次生中心，有 5 种 3 变种，它们沿着雅鲁藏布江及其支流年楚河、拉萨河和三江流域的干旱河谷发展。说明这个组的起始种在古地中海区残存，并在旱化条件下特化发展成为一年生类群。

特有种在本区的比例较大，谷地中多出现热带区系的画眉草超族和蜀黍超族的成员。如三芒草属 Aristida 在西藏有 4 个特有种，沿雅鲁藏布江中下游有藏布三芒草 A. tsangpoensis L. Liou，它是朗县一带海拔 3000 米左右灌丛草原的优势种，拉萨海拔 4500 米的高山，特产高原三芒草 A. alpina，是本属植物分布的上线。这个属是南半球热带非洲和大洋洲干旱荒漠的主要成员，在西藏多分布于北纬 30° 以南的地区，与针茅属形成了明显的地理替代。画眉草超族中的草沙蚕属 Tripogon 含 5 种，有些是构成干旱荒地上的优势种。又如穇子 Eleusine coracana 为当地栽培的主要谷物，属画眉草超族，是热带少雨或短暂降水的条件下演化为一类蒸腾小、能耐旱的四碳植物。由于本区的旱化加强，不少属种在东部横断山脉区为中生性植物，在这里演变成能耐旱的地理替代种。如三角草属在昌都为假冠毛草 Trikeraia pappiformis，到定日一带为三角草 T. hookeri，并且是寒旱草原沙砾地上的优势种。又如冠毛草属是主要分布于中亚的一个属，本区特有种为单蕊冠毛草 Stephanachne monandra，在昌都地区为冠毛草 S. pappophorea 所替代。有些来自西亚的属种，在本地也获得进一步分化发展，如毛蕊草属 Duthiea，含 3 种，较原始的两种出现在阿富汗至印度一带，到藏南定日特化为小穗仅含 1 花的毛蕊草 D. brachypodium。

藏南湖盆山地，多为耐寒旱的针茅属成员，有以短花针茅 Stipa brevifolia 组成的草原。在海拔 4500 米以上，仍出现紫花针茅草原，组成成分渐与藏北高原草原相似。

III. **藏西北高原、草原半荒漠植物区**

本区位于冈底斯山与昆仑山和唐古拉山之间,为海拔4500米以上的大高原。本区大陆性气候明显,寒冷干燥,年平均温度为0—3℃,年降雨量由东向西减少,如班戈有300毫米,改则为106毫米,噶尔只有69毫米。本区分为两个亚区:

IIIa. **藏北高原草原植物亚区** 本亚区的范围最大,为高原的内流区域,包括革吉至双湖等7个县。本区气候干寒,受强大西风控制,降水集中在6—9月植物生长的季节,发育着以针茅属多年生草本植物为主的草原。紫花针茅 Stipa purpurea 是高原特征种,它在北纬33°以南、海拔4500—5200米的山坡和湖盆等多种生境中占优势,一般形成大型密实的草丛,有十分特化的小穗结构,这些在演化过程中形成的多种特性在高原上表现出了很强的适应能力。在湖盆砂砾地中,则以更能耐旱的羽柱针茅 Stipa basiplumosa 占优势。本区的特有种较多,有冠毛草属中特化为具一枚雄蕊的单蕊冠毛草 Stephanachne monandra;有野青茅属中进化的高原组成员,高原野青茅 Deyeuxia holciformis、宽颖野青茅 D. compacta。鹅观草属中特化的拟冰草组成员梭罗草 Roegneria thoroldiana 它们在高原上的分布很广。反映内流高原的另一明显特征,是具有众多的高原湖群,在这些湖盆的周围,生长着碱茅属 Puccinellia 植物,它们随着湖滩咸淡的不同程度,形成了不少特有种,如多花碱茅 P. multiflora 等。

往北随着纬度的增高(33°N以北),海拔一般在5000米左右,为高寒荒漠地带,植物贫乏,偶见有羽柱针茅、昆仑针茅和中亚早熟禾等少数种类。

IIIb. **藏西半荒漠植物亚区** 本地区位于高原西南端,为狮泉河、象泉河、孔雀河等外流水系区域,包括革吉以西的噶尔、扎达、普兰以及班公湖等,是旱化强烈的地区。本区与克什米尔地区有较多联系。西南部的扎达、普兰,海拔较低,纬度偏南,又有向西南开敞的河谷,具亚热带半荒漠的特点。构成这里半荒漠草原的建群种是亚洲中部较广布的沙生针茅 Stipa glareosa,它从帕米尔分布至蒙古,在高山砂地中发育生长,并常与本地特产的固沙草 Orinus thoroldii 形成交替分布。固沙草多生长在山麓湖边有砂砾的更干旱地段上。固沙草属在四川和青海山地有两个地理替代种,也是由中生环境向西沿着寒旱荒漠深入演化的一属。

这里有些来自西亚的种类,如从伊朗经巴基斯坦来到扎达的毛鞘臭草 Melica canescens、细雀麦 Bromus gracillimus 和蜀黍族的西亚香茅 Cymbopogon oliveri,这些种类多是各属中较进化的类群。

本区西北部的印度河源及班公湖,由于受西部高山屏障,降水极少,强度寒旱化限制了植物的生长,在这里仍生长着稀疏的沙生针茅。

结 论

1. 根据禾本科的形态解剖、细胞生理、生态地理分布和演化等多方面的资料分析,以及通过禾本科分类系统的探讨,作者在禾本科3亚科下,建立9个超族。

2. 禾本科中的竹亚科,黍亚科及早熟禾亚科中的原禾超族,芦竹超族和画眉草超族是热带区系成分,西藏有7超族,17族,56属116种。早熟禾亚科中的早熟禾超族和针茅超族属于温带成分,西藏有2超族,7族,48属,219种。热带和温带两大区系的属数相接近,但温带的种类较多,为热带的2倍。

3. 热带区系在西藏的分布范围较窄，喜湿热的种类出现于喜马拉雅山的南侧；能耐旱的伸延到亚热带的类群分布于藏东南的雅鲁藏布江和三江流域。温带区系广布于全藏，为高海拔山地和高原的主要成员，藏南热湿地区少。

4. 从系统演化上看，热带原始的喜湿热类群明显贫乏，较进化的能耐旱的蜀黍超族和画眉草超族获得一定程度的发展。温带超族有较大的发展。较原始的类群出现在藏东南暖湿环境下，愈往藏西北高原，适应寒旱的进化类群愈多，从各特有类群的分化发展，可明显地反映出来。

5. 从热带区系与温带区系的演化关系上看：以早熟禾亚科为例，在小穗结构上，温带的早熟禾超族和热带的芦竹超族与画眉草超族是基本一致的，反映了三者亲缘关系密切和来自于共同的祖先。但在其它特征上出现了分化，温带早熟禾超族的染色体特化为大型，基数是 7，其它的超族为小型，基数为 9—12。热带画眉草超族的叶片结构特化，成为生理上高光效的四碳植物，它在藏东南旱坡上有 22 种。较少特化的热带芦竹超族在西藏十分贫乏，只有 4 种。温带早熟禾超族多达 180 种，占全藏禾本科种数的 55%。从 3 超族在西藏不同条件下的发展，充分反映了它们各自按不同途径演化的趋势。

6. 结合地史变迁，特别是第三纪以来，印度次大陆与亚洲陆块相撞接，喜马拉雅造山运动与高原崛起，引起了气候的巨大变化，形成了藏东南与藏西北区系的显著差异。北纬 30°左右的冈底斯山是这两大区系的主要分界线，此线东南部以温带早熟禾超族和热带的蜀黍超族和画眉草超族的成员为主，属于东亚的中国喜马拉雅植物区系。又以喜马拉雅山为分水岭，其南侧与印度马来西亚的区系关系密切，以热带喜湿的簕竹超族和黍超族的种类占优势。然而，藏西北部的广大高原主体上，以耐寒旱的针茅超族为主，属亚洲中部植物区系以及部分来自西亚的成分。

7. 根据禾本科系统演化，区系特点与来源以及地史演变和与邻近地区关系，作者将西藏禾本科划分为 3 区 7 亚区，即：I. 喜马拉雅山南侧森林植物区，包括 2 亚区；II. 藏东南森林灌丛植物区，分为 3 亚区；和 III.藏西北高原草原半荒漠植物区，包括两亚区。

附　　　录

禾本科各亚科、超族的特点与拉丁文记载如下：

I. Subfam. Bambusoideae Aschers. et Graebn. 竹亚科：营养器官特化，秆木质，借根状茎繁衍，有性生殖败退，花部保留着三基数花的原始性状。分 2 超族：

1. Supertribus **Bambusodae** —— Series *Bambusatae* Keng et Keng f. in Keng, Fl. Ill. Pl. Prim. Sin. Gram. 39. 1959, nom. seminud.

Spiculae sessiles, in spicam falsam vel paniculam falsam dispositae. Stamina saepa 6; stigmata 3; lodiculae 3. Embryo parvus, longitudine circ. 1/5 caryopsis partes aequans. Chromosomata parva, n = 12. Typus supertrib.: *Bambusa* Schreb.

1. 簕竹超族：小穗无柄，簇生于秆和分枝的各节，形成假穗状或假圆锥花序；雄蕊通常 6 枚，柱头 3，鳞被 3。果实为颖果、坚果或浆果；胚小，约为果长的 1/5。染色体小型，基数 12。多为大型或攀援性丛生竹类，是伴随着热带森林发展起来的较古老的类群。

2. Supertribus **Arundinarodae** (Keng et Keng f.) L. Liou, supertrib. nov. —— Series *Arundinariatae* Keng et Keng f. in Keng, Fl. Ill. Pl. Prim. Sin. Gram. 7. 1959, nom. seminud.

Spiculae pedicellatae, in inflorescentiam genuinam paniculatam vel racemosam dispositae. Stamina 3(—6). Caryopsis. Typus supertrib.: *Arundinaria* Michaux.

2.箭竹超族：小穗具柄，花序具延续的穗轴，形成真正的圆锥花序或总状花序；雄蕊3枚，柱头2或3。果为颖果。是较箣竹超族特化而更接近于禾草特征的、向山地发展的较低矮的类群。

II. Subfam. Pooideae 早熟禾亚科：小穗含多花至1花，大多自下而上向顶发育，两侧压扁，脱节于颖之上。为禾本科中属种最多的一个亚科。分5超族：

3. Supertribus **Pharodae** L. Liou, supertrib. nov.——Subfam. *Pharoideae* Beetle in Bull. Torr. Bot. Club **29**:360. 1950, nom. nud.; Tateoka in Journ. Jap. Bot. **32**:276. 1957.

Spiculae uni- vel multiflorae, unisexuales, dissimiles, monoeicae vel hermaphroditae; glumae breviores vel minutae vel reductae; lemmata herbacea vel chartacea. Stamina 6, 3—1; stigmata 3 vel 2; lodiculae 3—2 vel nullae. Foliorum laminae planae, latae, petiolatae, multinerves. Chromosomata saepa parva: n = 12. Gramina perennia, sylvatica, humida vel aquatica. Typus supertrib.: *Pharus* L.

3.原禾超族：小穗单性或两性，含1花或多花；颖较短或退化；外稃草质或硬纸质，具5至多脉；雄蕊6枚或3—1，柱头3—1；鳞被3—2。叶片扁平、宽大、多脉，具叶柄．生长于热带林地或湿地。大多具有3数花、基数为12的小型染色体及秆、叶呈竹状等原始特性。

4. Supertribus **Arundodae** (Tateoka) L. Liou, supertrib. nov. —— Subfam. *Arundoideae* Tateoka in Journ. Jap. Bot. **32**:227. 1957, p. p.

Spiculae saepa pluriflorae, leviter a lateribus compressae; rhachilla supra glumas et inter flores disarticulans, interdum pilis longis instructa; glumae membranaceae; lemmata 3—5-nervia; palea brevior. Stamina 3(—6). Chromosomata parva: n = 12 vel 11. Gramina arundinacea, foliorum laminis latis, anatomia festucoida et bambusoida instructis, in regionibus humidis tropicisque praecipue distributa. Typus supertrib.: *Arundo* L.

4.芦竹超族：小穗含多花，稍两侧压扁；小穗轴脱节于颖之上与诸花间，有时具柔毛；颖膜质；外稃具3—5脉；内稃较短；雄蕊3。染色体小型，基数12或11。为热带潮湿环境下生长的高大草本，叶片宽大，解剖结构为狐茅型或竹型，是较少特化的类群。

5. Supertribus **Eragrostodae** L. Liou, supertrib. nov.——Unterfam. *Eragrostoideae* Pilger in Bot. Jahrb. **76**:334. 1954. nom. nud.

Spiculae multiflorae usque 1-florae, compressae; glumae lemmatibus breviores; lemmata 3-nervia, apice integra vel emarginata, interdum mucronata vel aristata. Chromosomata parva: n = 9, 10. Foliorum laminae anatomia panicoida. Gramina in regionibus siccis tropicisque distributa. Typus supertrib.: *Eragrostis* P. Beauv.

5.画眉草超族：小穗含多花至1花，两侧压扁；颖大多短于其外稃；外稃具3脉，顶端全缘、无芒，或有凹缺，具小尖头或芒。染色体小型，基数为9、10。叶片解剖结构属黍型，多为四碳植物，是伴随着热带气候旱化发展起来的一支。

6. Supertribus **Poodae**

Spiculae multiflorae usque 1-florae, hermaphroditae; rhachilla spicularum supra glumas et inter flores disarticulans, ultra florem in setam nudam vel penicillatam producta; glumae 1—7-nerves; lemmata herbacea, 5—13-nervia, aristata vel exaristata; paleae bicarinatae. Stamina 3; lodiculae 2. Embryo parvus, longitudine circ. 1/4 caryopsis partes aequans. Chromosomata magna: n = 7. Foliorum laminae anatomia festucoida. Gramina in regionibus temperatis distribata. Typus supertrib.: *Poa* L.

6.早熟禾超族：小穗含多花至1花，脱节于颖之上与诸花之间；小穗轴延伸于小花之后或生柔毛；颖具1—3(7)脉，大多短于其外稃；外稃草质，具5—13脉，有芒或无芒；内稃具2脊；雄蕊3枚；鳞被2枚；胚小，约为颖果长的1/4。叶片解剖结构属于狐茅型。染色体特化为大型，基数是7。本超族是为温寒地带发展的一大类群。

7. Supertribus **Stipodae** L. Liou, supertrib. nov.

Spiculae 1-florae, omnes conformes; rhachilla supra glumas disarticulans, haud producta; glumae persistentes, textura lemmatibus delicatiores, 1—5-nerves; lemma cylindricum, induratum, convolutum, callo pungente vel obtuso praeditum, arista inferne torta, saepe 1—2-geniculata vel recta, omnino vel partim pilosa vel plumosa vel glabra. Stamina 3; lodiculae plerumque 3(—2). Chromosomata parva:

n = 12, 11. Foliorum laminae convolutae vel plicatae. Gramina in regionibus siccis temperatis et frigidis praecipue distributa. Typus supertrib.: *Stipa* L.

7.针茅超族：小穗含1花，脱节于颖之上，无小穗轴延伸；颖片长大，具1—5脉，质地较薄于外稃；外稃常圆筒形，后变硬，内卷，具有尖锐或钝的基盘；芒下部扭转，常1—2回膝曲或短直，无毛或生柔毛；雄蕊3；鳞被多为3枚。染色体小型，基数11、12。常具内卷或折叠叶片，适应于温寒干旱环境。

本超族与早熟禾超族均属温带超族，两者的演化关系可能是从早期芦竹型的原始祖先并行发展而来，一为保持原来小穗结构而在染色体上特化为大型的早熟禾超族；一为小穗高度特化，但在染色体和鳞被上保留原始性状的针茅超族。

III. Subfam. Panicoideae A. Br. 黍亚科：小穗含1成熟花，背腹压扁，脱节于颖之下。是较前两亚科更为特化的一大亚科。

8. Supertribus **Panicodae**

Spiculae singulae, rarius binae; glumae inaequales, inferior brevior, vel rarius nulla, superior spiculae aequilonga vel ea brevior; lemma inferius textura glumis simile, superius induratum, exaristatum. Chromosomata parva: n = 9, 10. Foliorum laminae anatomia panicoidea. Embryo longitudine 1/2 caryopsis partes aequans. Typus supertrib.: *Panicum* L.

8.黍超族：小穗单生稀孪生；颖不相等，第一颖较短或不存在，第二颖等长于小穗或较短；第一外稃质地与第二颖相似，第二外稃变硬革质，无芒。染色体小型，基数9或10。叶片解剖结构属黍型。胚约占颖果的一半。常为热带高温多雨地区的一大超族。

9. Supertribes **Andropogodae** L. Liou, supertrib. nov. —— Unterfam. *Andropogonoideae* Pilger in Bot. Jahrb. 76:367. 1954, nom. nud.

Spiculae saepe binae, una sessilis, altera pedicellata; glumae spiculis aequilongae, flores amplectantes, ± induratae, lemmatibus firmiores; lemmata hyalina vel membranacea, id superius plerumque aristatum. Typus supertrib.: *Andropogon* L.

9.蜀黍超族：小穗大多孪生，一有柄，一无柄；颖等长于小穗，多少变硬，包藏着质薄的小花；外稃均透明膜质，第二外稃窄小，常具扭转膝曲的芒。叶片结构属黍型，为四碳植物。染色体小型，基数5、9—15。为热带季风雨区条件下发展起来的、演化上较高级的一群。

参 考 文 献

[1] Bews, J. W., 1929. The World's Grasses. London.

[2] Bor, N. L., 1960. Grass. Burm. Ceyl. Ind. Pak. London.

[3] Hara, H., 1966. The Flora of Eastern Himalaya. First Report, Univ. Tokyo Press. 349—380.
————, 1972. l. c. Second Report, 143—146.
Ohashi, H., 1975. l. c. Third Report, 119—122.

[4] Hooker, J. D., 1890. Flora of British India. vol. 7. Gramineae.

[5] Komarov, V. L., 1934. Flora of the USSR Vol. 2. Gramineae.

[6] Stapf, O., 1934. Flora of Tropical Africa. Vol. 9. Gramineae.

[7] Barnard, C., 1964. Grasses et Grasslands. London.

[8] Brown, W. V., 1958. Leaf anatomy in Grass Systematics. *Bot. Gaz.* **119**:170—178.

[9] Hartley, W., 1958a. Studies on the Origin, Evolution and Distribution of the Gramineae I. The Tribe Andropogoneae. *Austr. J. Bot.* **6**: 116—128.

[10] ————, 1958b. II. The Tribe Paniceae. l. c. **6**:343—357.

[11] ————, 1960. III. The Tribe of the subfamily Eragrostoideae. l. c. **8**:256—276.

[12] ————, 1961. IV. The Genus Poa L. l. c. **9**:153—161.

[13] ————, 1973. V. The subfamily Festuoideae. l. c. **21**:201—234.

[14] Pilger, R., 1954. Das system der Gramineae. *Bot. Jahrb.*, **76**:281—384.

[15] Prat, H. 1931. Epiderme des Graminees. *Ann. Sc. Nat. Bot.* **14**:117—324.

[16] Reeder, J. R., 1957. The embryo in grass systematics. *Amer. J. Bot.* **44**:756—768.

[17] Stebbins, G. L., 1956. Taxonomy and the evolution of genera with special reference to the family Gramineae. *Evolution.* **10**:235—245.

[18] Stebbins, G. L., 1956. Cytogenetics and the evolution of the grass family. *Amer. J. Bot.* **43**:

890—905.

[19] Stebbins, G. L., 1972. The evolution of the grass family. in "The Biology and Utilization". *Acad. Press*. 1—15.

[20] Tateoka, T., 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae. (10) Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. *J. Jap. Bot.* **32**:275—287.

[21] Tateoka, R., 1960. Cytology in Grass Systematics, *The Nucleus*. **3**:81—110.

[22] Good, R., 1947. The Geography of the Flowering Plants. London.

[23] Takhtajan, A., 1969. Flowering plants, origin and dispersal. Edinburgh.

[24] Ward, K. F., 1935. A sketch of the Geography and Botany of Tibet, being Materials for a Flora of that Country. *J. Linn. Soc.* **50**:259—269.

[25] Грубов, В. И., 1964. Растения центральной Азии. 1—69.

[26] 耿以礼等, 1959, 中国主要植物图说, 禾本科, 科学出版社。

[27] 史旦宾斯, 1957, 植物的变异和进化 (1963 年译本)。

[28] 吴征镒, 1979, 论中国植物区系的分区问题, 云南植物研究 **1**: 1—20。

[29] 吴鲁夫, 1963, 历史植物地理学。

[30] 郑度等, 1979, 试论青藏高原的自然地带, 地理学报 **34**(1): 1—11。

[31] 李世英等, 1978, 新疆植被及其利用, 科学出版社。

[32] 张经炜、王金亭, 1966, 西藏中部的植被, 科学出版社。

[33] 许建昌, 1975, 台湾的禾草。

THE CHARACTERISTICS AND GEOGRAPHICAL SUBDIVISION OF THE GRAMINEAE FLORA IN XIZANG (TIBET)

LIOU LIANG

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

In recent years, the identification of *Gramineae* from Tibet, on which the present paper is chiefly based, is significant to the studies in Tibetan flora and world's Gramineae flora.

The *Gramineae* is the fifth major family of the *Angiospermae*. In Tibet, about 104 genera and 335 species have so far been identified. The number of above mentioned species constitute 1/16 of the Tibetan *Angiospermae*, 1/3 of the total *Gramineae* in China, and about 1/6 of genera and 1/27 of species of the world's Grasses.

1. In the writer's opinion, the *Gramineae* may be divided into 9 supertribes under 3 subfamilies, as follows: I. Subfam. *Bambusoideae* consisting of 2 supertribes: *Bambusodae* and *Arundinarodae* (Keng et Keng f.) L. Liou, II. Subfam. *Pooideae* consisting of 5 supertribes: *Pharodae* L. Liou, *Arundodae* (Tateoka) L. Liou, *Eragrostodae* L. Liou, *Poodae* and *Stipodae* L. Liou and III. *Panicoideae* consisting of 2 Supertribes: *Panicodae* and *Andropogodae* L. Liou.

2. The constituents of the Tibetan Gramineae flora consist of both tropical and temperate elements. Of the tropical elements there are Subfam. *Bambusoideae*, Subfam. *Panicoideae* and the Supertrib. *Pharodae*, *Arundodae* and *Eragrostodae* of the Subfam. *Pooideae*, including 7 Supertribes, 17 tribes, 56 genera and 116 species. Of the temperate elements there are Supertrib. *Poodae* and *Stipodae* of *Pooideae*, including 2 supertribes, 7 tribes, 46 genera and 214 species. However, the number of temperate species in Xizang are predominant, about twice as many as that of the tropical species.

3. The tropical members are usually distributed in the southern flank of the

Himalayas, with the subtropical drought-resistant taxa occuring only in the areas south-east of Gandise Shan, while the temperate members which are the predominant in Tibet are widely distributed throughout the entire Tibetan Plateau and alpine zone.

4. From the evolutional view point the Tibetan Gramineae show a striking poverty of the primitive and humido-thermophilous taxa, but the advanced taxa such as drought-resistant supertrib. *Andropogodae* and *Eragrostodae* have received certain degree of development. There is a greater development of the temperate Gramineae flora, with the relatively primitive representatives occuring in the more warm and humid southeastern part of Tibet. Under the cold-drought climatic conditions of the Tibetan Plateau, there occur specialized types of taxa.

5. The relationships between the tropical and temperate *Gramineae* flora in Xizang are very noteworthy, for example, the Subfam. *Pooideae* in the structure of the spikelets, the temperate *Poodae* and tropical *Arundodae* and *Eragrostodae* are fundamentally identical, reflecting their close relationship and common ancestry. However, there are marked differences in other characters, such as the temperate *Poodae* only possess the large-sized chromosomes with $n = 7$, while in the other Supertribes the chromosomes are small-sized with $n = 9$—12. In the member of *Eragrostodae* the leaf structure is very much specialized, physiologically consitituting the high photosynthically efficient C4 plants, and also developed in south-eastern Xizang (22 species), while the tropical *Arundodae* are very poorly in Xizang (4 species only), and the Supertrib. *Poodae* (with 180 species) constitute the predominant elements on the Tibetan Plateau and at high elevations of the Himalayas. These three supertribes in Xizang have apparently followed three different lines of development under different environmental conditions.

6. Because of the tectonic movement in the tertiary, the Indian subcontinent became connected with Asian landmass and the Gandise Shan and Himalayas gradually uplifted, the climatic changes of the south-eastern part of Xizang different from that of the north-western part have influenced the floristic composition of the Gramineae in Xizang. In the south-eastern Xizang the Gramineae are represented by the temperate *Poodae* and tropical *Andropogodae* and *Eragrostodae*, and the number of endemics is high. They belong to the Sino-Himalayan flora of East Asia. The flora in southern flank of the Himalayas has a close relationship with the flora of Indo-Malaysia, where the Supertribes *Bambusodae* and *Panicodae* are predominant. On the other hand, in the north-west Tibetan Plateau, where the Gramineae flora is dominant by the more hardy Supertribe *Stipodae*, and it belongs to the flora of Central and Western Asia.

7. Phytogeogrophically the Tibetan Gramineae flora may be divided into 3 regions and 7 subregions. They are:

I. Southern flank of the Himalayan forest region. Ia. Eastern Himalaya forest subregion. Ib. Central Himalaya forest subregion.

II. South-east Tibetan forest-bush region. IIa. East Tibetan forest subregion. IIb. North-east Tibetan bush-meadow subregion. IIc. South Tibetan bush-steppe subregion.

III. North-west Tibetan Plateau steppe-semidesert region. IIIa. North Tibetan steppe subregion. IIIb. West Tibetan semidesert subregion.

The characteristics of the constituents of the graminaceous flora of each region and subregion are discussed respectively in the text.